

小野庄士*: シャクシゴケの無性芽の発達とその発生

Syoshi ONO*: The development and germination
of gemmae of *Cavicularia densa* Steph.

ウスバゼニゴケ科 (Blasiaceae) の中ではシャクシゴケ属 (*Cavicularia*) とウスバゼニゴケ属 (*Blasia*) は、葉状体の中央脈に沿って両側に黒点が並び、この中に藍藻 *Nostoc sphaericum* Vaucher が共生しているのが特徴である。最近井上 (1976) はシャクシゴケ亜科 (Cavicularioideae) を設立し、亜科のレベルで両属を区別した。

シャクシゴケ (*Cavicularia densa* Steph.) は湿土上に群生し、ほとんど純群落をつくり、他の種類と混生しない。また、日本特産であり、北海道、本州、四国、九州に分布する。この種は Stephani (1897) によって新種記載されて以来、Schiffner (1899), Molish (1925), Horikawa (1928), Goebel (1930), Nehira (1967), Inoue (1976) らによって、分類学的研究が進められてきた。しかし、無性芽の発達に関しては Molish (1925) ならびに Goebel (1930) が簡単に記載しているにすぎない。また無性芽からの発生に関しては Goebel (1930), Nehira (1967) が、観察、記載している。しかし、シャクシゴケの無性芽が2種類あることに注目していない為に、記載に混乱を引き起している。

筆者は、シャクシゴケの無性芽の発達、2種類の無性芽の存在、無性芽からの発生に関して連続観察を行ない、新知見を得たのでここに報告する。

材料と観察方法: 今回、観察した材料は1972年10月12日、山形県飯豊山、標高 800 m の道端の崖で採集したものである。この採集直後のシャクシゴケの無性芽器の横断面を作り、光学顕微鏡で無性芽の発達過程を観察した。次に無性芽器を付けたシャクシゴケを直径 9 cm のシャーレに移し、十分水に浸した。このシャーレを直射日光のあたらない窓辺で十日間培養した。その後、上と同様無性芽器の横断面を作り無性芽の発達過程を観察した。また、無性芽からの発生を調べるために、上記のシャーレの培養期間を一ヶ月間にして観察した。同時に、2倍に稀釈したクノッブ液の1%寒天培地に無性芽を移植し、窓辺で培養した。培養には直径 9 cm のシャーレを用い、培養基と共に、あらかじめ滅菌したものを使った。温度は室温 (10~20°C) であった。培養期間は一ヶ月間とし、この間連続観察を行なった。

* 東京学芸大学理科教育, Department of Science Education, Tokyo Gakugei University, Tokyo.

観 察 結 果

A. 無性芽の発達

シャクシゴケにおける無性芽は、葉状体の先端にできる半月形の無性芽器内に約120個作られる。この無性芽器内には、発生途中の無性芽、完熟した無性芽、そして粘液細胞 (slime papilla) が密に存在する。特に粘液細胞は頂端が肥厚して黄色を呈し、しばらくすると、細胞壁が破れる (Fig. I, 1)。この破れた場所から出た茶色の粘液は無性芽器内に充満している。粘液は無性芽器の発達初期においてすでに存在し、ここには藍藻がすでに混在していた。また、粘性小突起や無性芽の柄を支える基底細胞の大きさは、 $30-50\mu \times 30-50\mu$ であり、葉状体の内部細胞の大きさ $100-150\mu \times 150-200\mu$ に比べると非常に小さいことがわかった。

ところで、採集直後の無性芽器内に存在した無性芽は、すべて肥厚細胞で囲まれた耐久性無性芽であった。この耐久性無性芽の発達過程を観察した結果、以下のことがわかった。最初無性芽器内に、無性芽になる細胞が基底細胞から分裂し、突出する。この細胞は、無性芽本体になる細胞と無性芽を支える柄になる細胞と、上下に分れる。次に無性芽細胞には水平方向の隔壁が形成され、上下の2細胞となる (Fig. I, 2)。下部の細胞では垂直方向の隔壁 (Fig. I, 3)、つづいてななめに隔壁が形成されると同時に、上部の細胞では垂直方向の隔壁が形成される (Fig. I, 4-5)。次に上部の細胞では、最初に形成された垂直方向の隔壁と平行にかつ左右に隔壁が形成されるし、下部の細胞には上で形成された隔壁と最初の垂直方向の隔壁を結ぶ水平方向の隔壁が形成される (Fig. I, 6)。さらに無性芽中央部の細胞分裂で、無性芽中央部は多層となる (Fig. I, 7-8)。また、無性芽の細胞それ自体の膨張や無性芽の表皮細胞の肥厚ならびに突出が起り、成熟した耐久性無性芽が出来上がる。成熟した耐久性無性芽の大きさは約 $180-200 \times 230-250\mu$ である。この無性芽の中央には柄の細胞の切れた跡があり、ほとんど左右対称である。また無性芽の表皮細胞は非常に肥厚して茶色を呈し、細胞内には葉緑体はないが、小さな顆粒や油を多量に含んでいる。また、左右両端の表皮細胞は円錐形の細胞となり突出し、左右にある成長点部分を保護している。

一方、無性芽器を付けたシャクシゴケを十分水に浸して十日間培養すると、実験前にすでに成熟していた耐久性無性芽は、無性芽器内において100%幼茎を発生させた。注目すべき事は、無性芽の中央部が多層となる段階 (Fig. I, 7) において、湿度が十分あると活発な細胞分裂を行ない、球状の、左右非対称の非耐久性無性芽が出来ることである (Fig. I, 10)。この非耐久性無性芽の細胞は、さかんに細胞分裂を行なっている為に、耐久性無性芽の表皮細胞と比べ、極端に小さくなっている。さらに、無性芽の表皮細胞は多くの葉緑体を含み、肥厚および突出することはない。また活発な細胞分裂を行なって生長する前の初期段階の無性芽において、すでに葉耳や幼葉

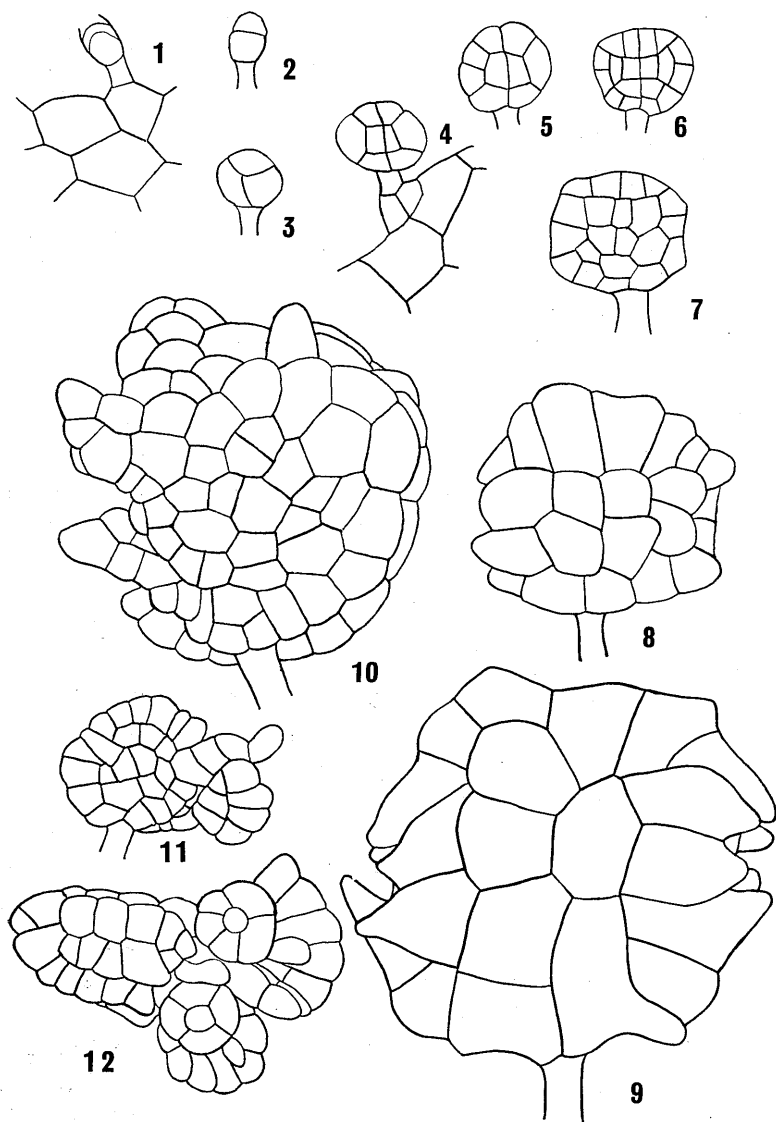


Fig. I. Development and germination of gemmae of *Cavicularia densa* Steph. 1. Slime papilla. 2-7. Early stages of gemma development. 8-9. Endurable gemmae. 10. Non-endurable gemma. 11-12. Germination of non-endurable gemma. All figs. $\times 245$.

が形成される場合もある (Fig. I, 11-12)。

B. 無性芽からの発生

成熟した耐久性無性芽を2~4日培養すると、短軸の左右両側からあるいは片側から、葉緑体を豊富に含む幼茎が突起状に生ずる。また、両側あるいは片側から透明な仮根も生ずる。これらの幼茎および仮根は無性芽の表皮起源でなく、すべて内部の組織に由来している。

次に、耐久性無性芽の両側あるいは片側から生ずる幼茎および仮根の発生率を調べた。その結果、約40%の無性芽において左右両側から幼茎と仮根が生じた。さらに30

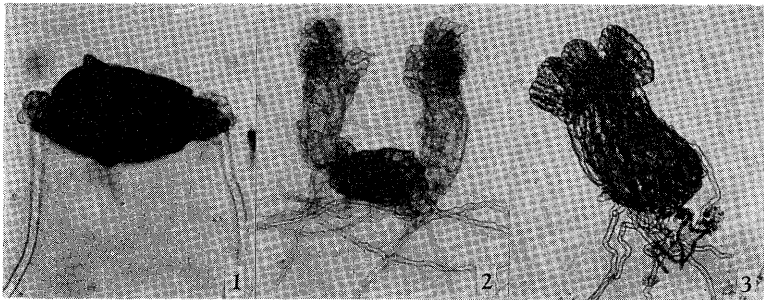


Fig. II. Germination of gemmae. 1, 2. Endurable gemmae, (1, $\times 40$; 2, $\times 22$). 3. Non-endurable gemma ($\times 55$).

%の無性芽において、仮根が左右両側、幼茎が片側から生じた。そして、片側から幼茎、反対側から仮根が生じたのは30%の無性芽においてであった。

培養後、5~8日のちでは、両側および片側から突起した細胞は、4~6個からなる細胞塊となり、仮根も長くのびた (Fig. II, 1)。ところが、上記のように、無性芽の両側から幼茎が出てきた場合、Fig. II, 2のように左右両側から、大きさが等しく発生するのはまれであり、たいていは、幼茎が伸長する段階において左右どちらか片側のみが生長する。また耐久性無性芽からの発生過程において幼葉や葉耳が生じてくる段階は、無性芽からの幼茎が、多細胞円筒上の茎となって、ある程度伸長したのちであることがわかった (Fig. II, 1-2)。そのうち、茎の伸長に伴い幼葉が大きく広がって、その基部に多くの葉耳ができ、次第に葉状体となった。無性芽の肥厚した表皮細胞は、細胞分裂も起らず、仮根も出さず、胞子の周皮のように最後まで残存していた。

ところが、非耐久性無性芽においては、左右どちらか一方が特に細胞分裂がさかんとなり多くの突起が生じた。これらの突起および表皮細胞には多量の葉緑体を含む。そして、突起に続いてすぐに、単列の幼葉や葉耳が形成された。また、これらの成長と前後して、無性芽の表皮起源の仮根がいたるところから生じた。そのうち、茎の生

長に伴って多列の幼葉が大きさを増し、その基部には葉耳も多数でき、次第に、葉状体の形になってゆくことがわかった (Fig. II, 3)。

考 察

Molish (1925), Goebel (1930) らは、1 個の無性芽器内に、2 種類の無性芽がみられると記載している。つまり、耐久性無性芽と非耐久性無性芽である。今回の観察でも、これらの 2 種類の無性芽を確認することができた。しかし彼らが言うような、1 個の無性芽器内に 2 種類の無性芽を含むものはみられなかった。また、無性芽の発達を観察することで、無性芽が 2 種類になる過程を明らかにすることができた。すなわち、無性芽の中央部が多層となる段階で耐久性無性芽になるか、あるいは非耐久性無性芽になるかが決まる。この無性芽の発達を左右する主な原因は、湿気 (水分) であることがわかった。つまり、1 個の無性芽器内において、乾燥状態で出来る無性芽は耐久性無性芽であり、十分な湿気のある状態では非耐久性無性芽となった。しかし、湿気などの程度の時、耐久性無性芽から非耐久性無性芽へ移行するのであるかということが、今後の問題として残った。さらに、耐久性無性芽の発達様式は Leitgeb (1887) がウスバゼニゴケで記載している無性芽の発達様式と同じであり、このことは両者がより近縁であることをうらずけるものであろう。

さらに、前述したように、すでに無性芽器の発達初期段階において、粘液は藍藻を取りこんでいた。このことは、ジャクシゴケの生長に非常に有効な、窒素固定する藍藻との共生の機会を常に保持するのに有効であろうと考えられる。

さて Goebel (1930), Nehira (1967) らの記載によると「無性芽の片側から仮根が生じ、その反対側から幼茎が生ずる。」とある。耐久性無性芽において、彼らが指摘した以外の仮根・幼茎の出方があることがわかった。このことは、耐久性無性芽において生長部分は左右両側にあり、かつ、生長は耐久性無性芽細胞内の栄養配分の偶然性に依存するからであると考えられる。一方、非耐久性無性芽においては、無性芽の発達段階ですでに片側からの生長が決定される為に、左右両側からの生長は起らない。

さらに、ジャクシゴケの無性芽からの発芽については、Goebel (1930), Nehira (1967) により、観察、記載されている。しかし、ジャクシゴケの無性芽は 2 種類あるから、発芽様式も 2 種類あるはずなのに、あまりこのことに注目しておらず、無性芽の発芽の説明に混乱を引き起こしていた。また、Inoue (1976) が続日本苔類図鑑に記している図はすべて、非耐久生無性芽からの発芽であると言える。

最後にこの研究に終始御指導いただいた国立科学博物館の井上浩博士に心から感謝いたします。また適切なご助言、ご批判をいただいた古谷庫造教授に深く謝意を表します。

Summary

In the present paper the development and germination of gemmae of *Cavicularia densa* Steph. were described. Although Molish (1925) and Goebel (1930) pointed out that there were two types of gemmae in a crescent gemma-cup, the gemmae in a cup were always of the same type and two different types of gemmae were not observed in a single cup. When the thallus of *Cavicularia densa* were cultured in very wet condition, the gemmae were developed into the non-endurable type, which have very small, thin-walled epidermal cells containing many chloroplasts. But, when cultured in rather dry condition, the gemmae of endurable type were produced, and they have thick-walled, brown epidermal cells containing no chloroplasts. However, these two types of gemmae are developed by the same pattern until 20-25-celled stage (Fig. I, 1-7), after which the environmental conditions (mainly of moisture) greatly affected the developmental pattern, resulting in the non-endurable type (Fig. I, 10-12) or endurable type (Fig. I, 8-9) gemmae.

When the gemmae germinate, the rhizoids are originated from the epidermal cell in non-endurable type, but in endurable type the rhizoids are developed from inner cells of gemmae. Although Goebel (1930) and Nehira (1967) described the polarity in gemmae germination, the following types of germination were observed: young bud and rhizoids developed from both sides of gemma (Fig. II, 1)....40%; young bud and rhizoids developed on different side of gemma....30%; young buds developed from both sides and rhizoids from one side....30%.

引用文献

- Goebel, K. (1930): Organographie der Pflanzen, II. Jena. Horikawa, Y. (1928): On *Cavicularia densa* Steph. Sci. Rept. Tohoku Imper. Univ. ser. 4, Biol. 3: 259-264. Inoue, H. (1976): Illustrations of Japanese Hepaticae, II. Tokyo. Leitgeb, H. (1874): Untersuchungen über die Lebermoose, I. *Blasia pusilla*. Jena. Molisch, H. (1925): Botanische Beobachtungen in Japan, IX. Sci. Rept. Tohoku Imper. Univ. ser. 4, Biol. 1: 181-188. Nehira, K. (1967): The development of gemmae in *Cavicularia densa* Steph. Biol. Soc. Hiroshima Univ. 32: 23-26. Schiffner, V. (1899): Über einige Hepaticae aus Japan. Öster. Bot. Zeitschr. 51: 82-89. Stephani, F. (1897): Hepaticae Japonicae. Bull. Herb. Boiss. 5: 76-108.